Fundamentos del desarrollo del lenguaje

Compilación de
Eric H. Lenneberg y Elizabeth Lenneberg

Capítulo 4

DESARROLLO DEL CEREBRO EN RELACION CON EL LENGUAJE

Marcus Jacobson

Se pretende estudiar el desarrollo del lenguaje dentro del marco de la biología evolutiva. El desarrollo del lenguaje está relacionado con el aumento de conexiones en la corteza cerebral y, de modo especial, con el desarrollo y conectividad de las células estrelladas y granulosas (neuronas de tipo II). Los circuitos neuronales que sirven al lenguaje no se han identificado todavía. Se propone el concepto de «especificación» de las neuronas que sirven al lenguaje, consistiendo esta especificación en la restricción gradual e irreversible de sus posibles papeles funcionales. La regulación o reorganización de las funciones del lenguaje después de una lesión cerebral puede ocurrir de varias maneras: 1) mediante reespecificación, produciéndose cambios en las propiedades y operaciones funcionales de las células nerviosas; 2) mediante reorganización de las células nerviosas por muerte selectiva, renovación selectiva, o migración y cambio de lugar; 3) mediante reorganización de las conexiones nerviosas. Todos estos mecanismos son más activos y eficientes en las neuronas jóvenes que en las viejas, y parece que ésta es la razón por la que después de daños cerebrales hay una recuperación mayor en la infancia que en edades posteriores. Algunos de los desarreglos del lenguaje que siguen a daños cerebrales parecen ser síndromes de mala conexión, debidos al restablecimiento de conexiones sinápticas inapropiadas.

Defectos del análisis lingüístico

La tarea de descubrir las relaciones causales entre neurobiología y lenguaje ha encontrado serias dificultades. La localización cerebral de la función del lenguaje, aunque es una etapa preliminar necesaria, dista mucho de suministrar

una explicación neurofisiológica del lenguaje. Si nuestras expectativas incluyen dicha explicación, entonces tenemos que admitir que se ha progresado muy poco hacia su realización. En realidad, no es posible describir aún ningún tipo complejo de conducta en términos de un programa de sucesos neurales, y pasarán muchas décadas antes de que se comprendan los mecanismos neurofisiológicos de los procesos cognitivos humanos. Teniendo en cuenta estas limitaciones, elegiremos con libertad cualquier método que nos acerque a una solución del problema de los sustratos neurales del lenguaje. Intentaré hacerlo adoptando un enfoque evolutivo. Antes, sin embargo, quisiera llamar la atención sobre las limitaciones de algunos otros enfoques a este problema, particularmente el enfoque a través del análisis lingüístico formal.

He estado leyendo algunas obras de análisis lingüístico formal y, así como no se puede negar la validez didáctica y retórica de estos procedimientos, las gramáticas generativas y transformacionales, es muy dudoso que tengan algún significado en relación con los mecanismos cerebrales que sirven al lenguaje. No es exagerado decir que en la medida en que las proposiciones del análisis lingüístico se refieren al sistema nervioso son inciertas, y en la medida en que son ciertas no se refieren al sistema nervioso. En principio puede ser posible establecer lazos entre el análisis linguístico y la neurobiología buscando las relaciones causales entre las actividades neuronales y las regularidades que se pueden encontrar de forma evidente en cualquier lenguaje natural. Podemos entonces preguntar qué actividades neuronales subyacen a tales regularidades o relaciones lógicas, y dan cuenta de ellas. Una crítica a este análisis formal o lógico-matemático de las relaciones entre el lenguaje y el cerebro es la de que continúa siendo puramente fenomenológico (en sentido etimológico, no filosófico) y, por tanto, no explicativo. Por muy riguroso que pueda ser el análisis lógico del lenguaje, no puede satisfacer los requisitos de una explicación neurofisiológica. Un análisis de este tipo solamente puede mostrar las relaciones dentro del sistema fenomenológico; no puede mostrar cómo los procesos neurofisiológicos generan ese sistema. Es improbable que el análisis linguístico formal, divorciado de sus sustratos biológicos, sea un enfoque útil al problema del modo en que el cerebro genera el lenguaje. Los enfoques puramente psicológicos a este problema tienen igualmente pocas probabilidades de éxito. El trabajo de Jean Piaget puede servir como ejemplo de un análisis psicológico excelente de la percepción y el pensamiento, que constituye un sistema cerrado de relaciones entre fenómenos psicológicos que permanecen desconectados de sus sustratos neurales, lo que resulta claramente evidente en los aspectos más importantes y originales del análisis de Piaget, es decir, en su método genético o evolutivo, que consiste en analizar los cambios perceptivos del niño y de las nociones correspondientes, y de la conducta infantil en los diferentes estadios del desarrollo. Al margen de la brillantez de la teoría piagetiana del desarrollo cognitivo, continúa sin tener relación con el desarrollo del cerebro. En general, fracasa al mostrar el modo en que puede estructurarse el desarrollo cognitivo en términos de biología evolutiva, o al mostrar cómo se relaciona la ontogenia psicológica con la ontogenia neural.

Con el término «enfoque evolutivo» quiero indicar un enfoque que emplea técnicas para estudiar el desarrollo de los mecanismos biológicos neurales que sirven al lenguaje. Tanto las funciones neurales como las del lenguaje son menos complejas en las primeras etapas que en las etapas posteriores del desarrollo o en organismos totalmente desarrollados. Por tanto, puede ser más fácil establecer las relaciones causales entre las funciones neurales en desarrollo y las funciones del lenguaje en desarrollo, que establecer tales relaciones entre los productos finales del desarrollo neural y lingüístico. Hay también ventajas al situar el problema de la ontogenia del lenguaje en el campo de la biología evolutiva. Por ejemplo, puede ser posible tratar la morfogénesis del lenguaje, o el desarrollo de pautas del lenguaje, de la misma manera en que podemos tratar estos aspectos de la ontogénesis de otros sistemas funcionales. Podemos esperar encontrar condiciones previas para el desarrollo del lenguaje que regulen la ontogenia del lenguaje, del mismo modo que existen estos mecanismos genéticos y regulatorios en el desarrollo de los componentes estructurales del organismo en desarrollo.

Del neurogenotipo al neurofenotipo

La traducción de la información genética al programa del desarrollo que origina el organismo constituye la transformación del genotipo en el fenotipo. No hay isomorfismos simples entre el neurogenotipo y el neurofenotipo, sino que forman relaciones muchos-a-muchos. Se espera encontrar que casi todas las formas de conducta compleja estén determinadas por muchos genes, lo que parece cierto incluso para las conductas relativamente simples de tipo intraespecífico que se han denominado «pautas de acción fija». Por ejemplo, en los grillos, unos pocos cientos de neuronas generan pautas estridulantes simples, pero estas vocalizaciones intraespecíficas están determinadas por algunos genes situados en al menos dos cromosomas (Bentley, 1971). La base genética de las pautas invariantes de vocalización, relativamente simples, intraespecíficas, de ciertos insectos y aves es, con probabilidad, bastante compleja. Una complejidad aún mayor se puede encontrar en la relación entre los genes y lenguajes humanos. El interés en el problema de las bases genéticas del lenguaje se ha acentuado con la hipótesis de Chomsky de que los lenguajes naturales comparten ciertas estructuras universales que se pueden derivar de funciones del cerebro humano determinadas innatamente. No parece que exista modo de contrastar experimentalmente la validez de la formulación de Chomsky. Los lazos entre los genes y el lenguaje son indirectos y complejos y todavía no resulta posible un tipo de análisis causal de las relaciones entre el genotipo y el neurofenotipo. Por el momento, sólo se pueden obtener ideas muy generales acerca de esta relación [illegible]

Los genes controlan la síntesis molecular y no contienen instrucciones para formar células a partir de moléculas u organismos a partir de células. El genoma no contiene instrucciones especificando el amplio número de diferentes fenotipos neuronales. La gran diversidad de fenotipos neuronales y

la complejidad de sus interconexiones es indudablemente una condición previa para el desarrollo del lenguaje y de otras funciones cognitivas. Por tanto, es necesario realizar una breve consideración sobre el problema de la diversidad neuronal.

Actualmente, se acepta de modo general que, si bien las neuronas pueden ser de diversidad considerable, se dividen en dos clases bastante distintas, que se han llamado neuronas de Clase I y de Clase II (Altman, 1969; Globus y Scheibel, 1967; M. Jacobson, 1970, 1972). Las neuronas de la Clase I son grandes con axones largos y forman las vías primarias aferentes y eferentes del sistema nervioso. Sus estructuras y funciones son invariantes y se desarrollan bajo fuertes restricciones genéticas y epigenéticas. Constituyen lo que se puede denominar las conexiones fijas del cerebro.

Por el contrario, las neuronas de la Clase II son pequeñas interneuronas con axones cortos. Realizan funciones de integración entre los sistemas primarios aferentes y eferentes. Las neuronas de Clase II muestran una gran variabilidad morfológica. Una de las diferencias más distintivas entre estas dos clases de neuronas la constituye el orden temporal de aparición ontogenético. En todas las partes del sistema nervioso, las neuronas de la Clase I se generan y diferencian antes que las neuronas de la Clase II. Las neuronas de la Clase I forman una estructura que es más bien invariante en cada especie y las neuronas de la Clase II se conectan en esta estructura en una etapa posterior de la ontogenia. Las neuronas que aparecen primero son menos variables y parecen ser menos modificables que las que aparecen más tarde, y éstas últimas son más susceptibles a cambios producidos directamente por la actividad nerviosa o indirectamente por la estimulación endocrina.

De acuerdo con este punto de vista, las neuronas se desarrollan de dos modos complementarios que, juntos, permiten que una gran variedad de funciones neuronales estén representadas. Las funciones que están predeterminadas de modo innato se realizan fundamentalmente por neuronas de la Clase I, mientras que aquellas que se desarrollan como resultado de la experiencia individual se sirven en gran medida de las neuronas de la Clase II. Se debe hacer hincapié, una vez más, en que estas dos clases de neuronas son interdependientes y funcionan siempre como un conjunto integrado. Establecer que el lenguaje o cualquier otra función cognitiva es primordialmente una función de las neuronas de la Clase II sería una gran simplificación, porque las neuronas de la Clase II, al ser interneuronas, sólo pueden funcionar en la estructura de entrada y salida que les proporcionan las neuronas de la Clase I.

Todavía no resulta posible asignar papeles funcionales específicos, relacionados con el lenguaje u otras funciones cognitivas, a un grupo particular de neuronas, ni se han hallado hechos sobre las propiedades funcionales de las neuronas de la corteza cerebral que permitan relacionar la función u ontogenia neuronal con el desarrollo de la función del lenguaje. Sin embargo, hay ciertas regularidades espaciotemporales en las pautas de desarrollo de la corteza cerebral que se pueden relacionar *grosso modo* con el desarrollo del pensamiento y de la conducta

La ontogenia del neocórtex cerebral

Probablemente, todas las neuronas del neocórtex humano se generan antes de la segunda mitad del desarrollo intrauterino (Dobbing y Sands, 1970). Se desarrollan de acuerdo con un programa considerablemente invariable (Angevine, 1970), en un orden regular espaciotemporal. Las primeras neuronas que se generan en la corteza cerebral son las grandes neuronas piramidales de la Capa V, que forman el sistema primario de proyección eferente de la corteza, enlazándolo con los centros subcorticales. El sistema de proyección aferente principal crece desde el tálamo a la corteza en la etapa inicial del desarrollo. Así, los circuitos reflejos de la corteza cerebral, que son mediados por los axones talamocorticales que se proyectan a las grandes células de la Capa V, están bien desarrollados en el nacimiento. Las neuronas piramidales de los niveles más superficiales sucesivos del neocórtex se forman gradualmente más tarde en la segunda mitad del desarrollo fetal. Los axones de las últimas neuronas piramidales que se forman terminan en la corteza. Estas conexiones intracorticales, llamadas asociativas, que enlazan diferentes zonas de la corteza, están ya presentes cuando nace el hombre, pero se hacen más elaboradas después de nacer. La elaboración de las conexiones neuronales intracorticales está relacionada con el desarrollo de las conexiones sinápticas de las dendritas de las neuronas corticales (Molliver y Van der Loos, 1970; Purpura, Shofer, Housepian y Noback, 1964). Se puede inferir sin miedo a equivocarse que el desarrollo de la conducta de los mamíferos recién nacidos está relacionado con el aumento explosivo del número de sinapsis en la corteza cerebral que aparece durante el período neonatal. Es obvio que las capacidades funcionales del cerebro se desarrollan al mismo tiempo que aumenta la complejidad estructural, pero la falta de información nos impide comprender el desarrollo de una forma de conducta en términos del desarrollo de los circuitos neuronales.

Las células estrelladas, que son neuronas de la Clase II, son las últimas en desarrollarse en cada región del neocórtex. Aunque todas están formadas antes del nacimiento se diferencian después de éste. Entonces se realiza el desarrollo extenso de sus dendritas y se elaboran las ramificaciones de sus axones cortos que conexionan con las dendritas de las células piramidales. La diferenciación y maduración de las neuronas estrelladas y piramidales aparece antes en las capas profundas del neocórtex de todos los mamíferos, incluyendo el hombre, que en las superficies (Angevine y Sidman, 1961; Berry y Rogers, 1966; Poliakov, 1961). De este modo, tanto la generación como la diferenciación de las neuronas corticales progresa en un gradiente de dentro a fuera. Las neuronas de las capas superficiales de la corteza, que maduran más tarde ontogenéticamente, también son las que parece que más recientemente se han sumado a la corteza cerebral en el curso de la filogenia. Por consiguiente, las regiones superficiales del neocórtex, especialmente el desarrollo de las conexiones de las neuronas estrelladas, pueden darnos pistas importantes sobre los correlatos neurobiológicos de las funciones cognitivas. Poliakov (1961) ha revisado las pruebas empíricas de que las diferentes regiones del neocórtex se han

desarrollado en un orden fijo. Las zonas centrales de las áreas de proyección cortical primarias somatosensorial, visual y auditiva se desarrollan antes; las zonas periféricas de estas áreas primarias se desarrollan más tarde; y las regiones de solapamiento de las áreas de proyección cortical son las últimas que maduran. Las partes de la corteza cerebral que sirven al lenguaje pertenecen evidentemente a este tercer componente, el último en desarrollarse, de la corteza.

Los estudios de la ontogénesis cortical muestran que las principales zonas funcionales (visual, auditiva y somatosensorial) se desarrollan cada una de forma independiente y únicamente se solapan durante las últimas etapas de su ontogenia (Poliakov, 1961). Resulta razonable sospechar que cada una de estas zonas surge de un grupo pequeño de células germinales neuroepiteliales y que estas últimas se derivan de una simple célula madre. Si se llegase a demostrar, se vería que la ascendencia celular en la corteza cerebral está relacionada con sus propiedades funcionales.

Como es bien sabido, varias regiones de la placa neural tienen que desarrollarse en regiones restringidas del cerebro; es decir, la placa neural es un mosaico de grupos de distintas células con diferentes destinos evolutivos (C. O. Jacobson, 1960). Podemos preguntar, por consiguiente, si no habrá algunas células germinales neuroepiteliales en la placa neural o en las zonas germinales del tubo neural que estén comprometidas a originar las «neuronas del lenguaje». Formulado de otro modo: ¿Cuándo y en qué medida se determina el destino futuro de las «neuronas del lenguaje» en el sistema nervioso en desarrollo? Este interrogante presupone que hay neuronas cuya función primaria es generar el lenguaje y que las funciones de estas neuronas están predeterminadas en el cerebro en desarrollo.

Este interrogante implica que las neuronas que sirven al lenguaje pasan por un proceso de especificación similar al que ha sido demostrado en algunos otros tipos de neuronas, como las motoneuronas espinales (Székely, 1963) y las células ganglionares de la retina (M. Jacobson, 1968). La especificación consiste en una restricción progresiva de las capacidades funcionales de la neurona, desde un estado inicial multipotencial hasta un estado final de un potencial funcional único. El ritmo de este proceso de especificación funcional difiere para los distintos tipos de neuronas. En algunos tipos la restricción del potencial funcional aparece en horas, y en otros, el proceso restrictivo se puede prolongar durante días o años; pero por lo que sabemos, el proceso es irreversible. (M. Jacobson, 1969).

Hay dos métodos para estudiar la especificación funcional de las neuronas. El primer método consiste en trasplantar neuronas a nuevos lugares del sistema nervioso para estudiar su capacidad para formar conexiones y recobrar y modificar sus funciones. En segundo lugar, se pueden destruir las neuronas para determinar si otras neuronas pueden efectuar sus conexiones y funciones. Tales operaciones han mostrado que las neuronas jóvenes son más capaces de modificar sus funciones que las neuronas viejas, y que cuanto antes se ejecuten las operaciones se producirán menos posibles desarreglos funcionales. Estas

estrategias experimentales proporcionan un medio para estudiar el desarrollo funcional de varios tipos de neuronas, incluyendo aquellas que sirven a las funciones lingüísticas. Las siguientes secciones mostrarán en qué medida las estrategias experimentales para estudiar la regulación funcional de los sistemas neuronales pueden tener alcance para el problema del desarrollo de los mecanismos neuronales que sirven al lenguaje.